Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica
Volumen XIX, Nº 1-2 (Julio 1980), págs. 289-308

ARQUITECTURA FOLIAR DE LAS ESPECIES SUDAMERICANAS DE *NOTHOFAGUS* Bl.

Por EDGARDO J. ROMERO [1]

SUMMARY

The leaf architecture of South American species of *Nothofagus* Bl. is described, on the basis of cleared leaves. Hickey's terminology is followed, adding the terms *fimbrial* and *convergent reinforcement* to describe different types of sinus reinforcement.

All species have pinnate venation, with simple craspedodromous, curved or recurved secondaries and at least one outer secondary. Tertiary veins are orthogonal reticulate or percurrent, highest vein order is always fifth, marginal venation is looped with open loops, and areoles are always small. There are three groups of species. *N. obliqua*, *N. glauca*, *N. alpina* and *N. alessandri* have chartaceous texture, a high number of secondaries and high rank. *N. pumilio* and *N. antarctica* have chartaceous leaves with low number of secondaries. The last has the most primitive foliar characters among the species studied. Finally, *N. nitida*, *N. betuloides* and *N. dombeyi*, have coriaceous leaves with decurrent basal secondaries and thick high order veins.

The ecological requirements of several species may be correlated with morphological features. Thus, all species of continental climate have compound teeth, while those of oceanic climate have simple or predominantly simple ones. The heliophilous species have assymetrical leaves with a cordate basis, and *N. antarctica*, which occupies several habitats, seems to have the largest intraspecific variability.

INTRODUCCION

En el presente trabajo se describe la arquitectura foliar de las especies de *Nothofagus* de América del Sur, se discuten algunos caracteres comunes o excepcionales y se da una clave para la identificación de las especies basada exclusivamente en caracteres foliares.

El género *Nothofagus*, representado en nuestro país por árboles de gran valor maderero y estético, ha llamado la atención de los

[1] Depto. de Cs. Biológicas, FCEN, UBA. Investigador Adscripto del Centro de Investigaciones en Recursos Geológicos. Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET de la República Argentina.

Aceptado para su publicación: 13-XI-1979.

botánicos por su posición dominante en una de nuestras provincias fitogeográficas, por su distribución disyunta en el Hemisferio Sur, y su calidad de vicariante respecto a otros géneros de la familia en el Hemisferio Norte. En relación a este último aspecto, son notables varias especies fósiles asignadas a *Fagus* y *Nothofagus*, descriptas a partir de improntas de hojas provenientes del Hemisferio Sur. Su asignación real a esos géneros ha sido discutida, pero sin llegar a conclusiones indudables por desconocerse la arquitectura foliar detallada de las especies actuales. El presente trabajo pretende arrojar luz sobre este problema.

La última revisión integral del género *Nothofagus* Bl. data de 1953, fecha en la que van Steenis discutió largamente varios de sus caracteres, dio claves y describió varias nuevas especies para Nueva Caledonia y Nueva Guinea. En América del Sur reconoció:

N. glauca (Phil.) Krasser
N. obliqua (Mirb.) Oerst.
N. alessandri Espinosa
N. antarctica (Forst.) Oerst.
N. alpina (Poepp. & Endl.) Oerst.
N. procera (Poepp. & Endl.) Oerst.
N. leoni Espinosa
N. pumilio (Poepp. & Endl.) Krasser
N. betuloides (Mirb.) Oerst.
N. nitida (Phil.) Krasser
N. dombeyi (Mirb.) Oerst.

A *N. alpina* la consideró una especie dudosa, según una opinión que se remonta a De Candolle (1864), suponiéndola un híbrido entre *N. procera* (= *N. nervosa*) y *N. pumilio*. Muñoz Pizarro (1964) en cambio, basándose en estudios de material colectado en la localidad del ejemplar tipo, consideró que *N. alpina* y *N. procera* son sinónimos, teniendo prioridad el primer nombre. En el curso de este trabajo se han considerado materiales de ambas especies, encontrando que son prácticamente idénticos, tal como se comenta más adelante.

En cuanto a *N. leoni*, van Steenis se basó en opiniones de Kausel, quien la consideraba un híbrido entre *N. glauca* y *N. obliqua*. Estas ideas han sido corroboradas recientemente (Donoso, 1972) mediante estudios morfológicos, xilológicos y cromatográficos. Los ejemplares observados de *N. leoni* poseen una arquitectura foliar intermedia entre las dos especies parentales, con mayores afinidades hacia *N. glauca*; van Steenis menciona también híbridos de *N. antarctica* y *N. pumilio* de la región de "Fuegia", que el Ing. A. Schajovsnoy encontró también en las márgenes del Lago Lacar. El estudio de los híbridos, sin embargo, excede los límites del presente trabajo.

Las técnicas empleadas han sido las clásicas de diafanización propuestas por Foster (1950) con algunas pequeñas modificaciones como el ataque previo con alcohol, y una etapa con hipoclorito (Dizeo, 1973; Hickey, 1974; Dilcher, 1974), el ataque lento con OHNa muy diluido y la diferenciación del colorante con CO3Na.

Las hojas diafanizadas proceden de los herbarios SI, BA, LP y SGO, y se conservan en la colección de referencia de la Unidad Paleobotánica y Palinología del CIRGEO (Centro de Investigaciones en Recursos Geológicos). Las observaciones, dibujos y fotografías fueron realizadas con lupa y equipos Wild.

DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

Para la descripción de las especies se ha seguido la terminología de Hickey (1974), con algunos agregados para la descripción de los dientes que el Dr. Hickey planea publicar en breve. Se ha preferido, además, cuantificar varios rasgos que en esa terminología son sólo calificados, como las relaciones de grosor relativo de las venas, el tamaño de aréolas, el ángulo de emergencia de las venas y otros. Se agregan también a esa terminología los términos de *refuerzo convergente* y *refuerzo fimbrial* para indicar dos tipos de refuerzo del seno de los dientes. En el primer caso, varias venas de distinto orden convergen en un seno agudo. En el segundo, varias venas de distinto orden se fusionan en una vena que corre justo dentro del margen del seno (generalmente redondeado) como una corta vena fimbrial. En varias ocasiones, además, se ha preferido traducir el término inglés "loop" por *arco* en lugar de "ojal", como figura en Hickey (1974).

Nothofagus alessandri (Lám. I, figs. 1-2, Lám. III, fig. 1).

Hoja simétrica, ovada, ápice agudo, base redondeada, simétrica, a veces muy ligeramente asimétrica. Largo 4,5-13 cm, ancho 2,5 a 9 cm; consistencia cartácea.

Margen serrado, de dientes agudos, pequeños, con uno o a veces dos dientes secundarios para cada diente principal. Estos son principalmente de tipo C-1 (cóncavo/convexo) pero hay también C-2, C-3 y C-4 (lado basal derecho, cóncavo y acuminado). Los dientes secundarios son pequeños, de senos redondeados, generalmente B-2 (derecho/derecho). Los dientes principales se hallan asistidos por una vena principal excéntrica, que es continuación directa de una secundaria, y corre junto al margen foliar, en lado basal del diente. No hay venas accesorias del lado basal, pero del apical emerge una vena de cuarto orden que refuerza fimbrialmente el seno superadyacente. De esa vena emerge otra de cuarto o quinto orden que se interna en el diente, y termina cerca de la base. Los dientes secundarios se hallan asistidos por secundarias externas, y rara vez presentan accesorias.

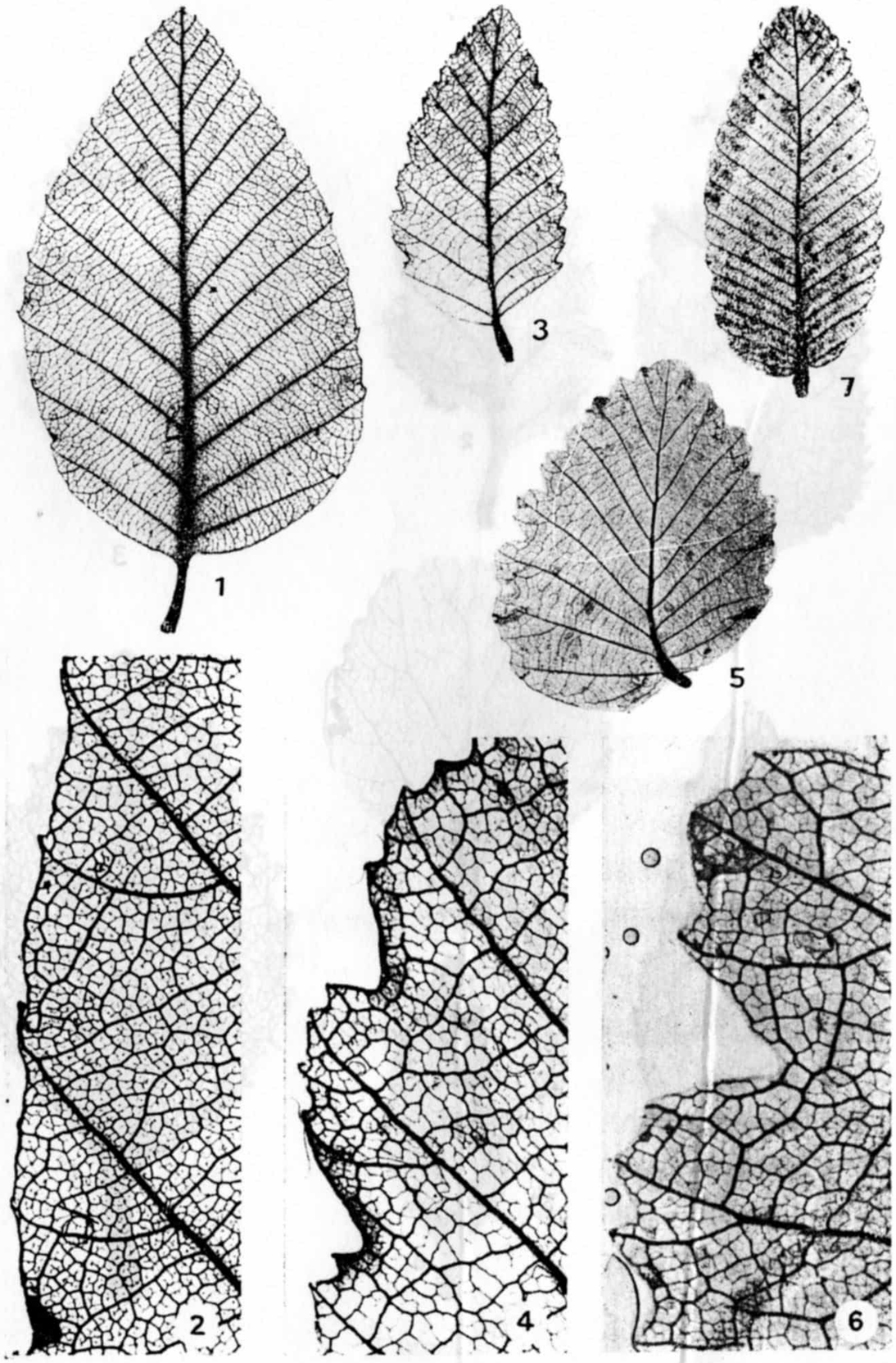

LÁMINA 1.

Pecíolo normal, igual a la vena media en ancho; lámina con glándulas laminares (Lám. III, fig. 1).

Venación pinnada, craspedódroma simple, con vena primaria débil (1,25 %) y derecha.

Venas secundarias en 10-12 pares, emergiendo con un ángulo de 60° en la base, hasta 45° en el ápice, las basales ligeramente decurrentes. Recorrido derecho, las basales ligeramente recurvadas, y todas curvándose al entrar a los dientes. Con una vena secundaria externa, a veces dos, a veces (en el ápice) ninguna. Número de dientes principales por vena secundaria: uno. No hay intersecundarias ni secundarias externas en el par de secundarias basales. Grosor relativo: 2,5:1.

Venas terciarias emergiendo en ángulo recto, a veces agudo, en combinación AA (agudo/agudo) en el área intercostal. Disposición percurrente, de recorrido sinuoso, bifurcadas, formando ángulo obtuso con la vena media, que disminuye apicalmente. Venas terciarias predominantemente opuestas y cerradas (1 mm). Grosor relativo 1,5:1, cerrando áreas poligonales de 0,5 mm de ancho. Venas de cuarto y quinto orden reticuladas ortogonales, cerrando aréolas bien desarrolladas, de forma poligonal, pequeñas (< 0,3 mm) con vénulas simples o ramificadas hasta dos veces.

Orden más alto de venación: quinto. Ultima venación marginal: ojalada abierta.

Nothofagus alpina (Lám. I, fig. 7, Lám. III, fig. 4).

Hoja simétrica, ovada angosta, ápice agudo ancho a obtuso, base redondeada a cordada, ligeramente asimétrica. Largo 3 a 12 cm, ancho 1 a 3 cm; consistencia cartácea

Margen dentado, dientes regulares, compuestos, uno por cada vena secundaria, separados por senos redondeados. El diente principal de cada diente compuesto es de tipo A-1 (convexo/convexo) o B-1 (derecho/convexo) con el lado basal varias veces más largo que el apical. Su vena principal es excéntrica, siguiendo directamente de la vena secundaria, y corriendo junto al margen foliar en el lado basal del diente. En el sector medio de la hoja, esta vena puede no interrumpirse al llegar al ápice del diente sino que puede continuarse con una vena marginal de tercer o cuarto orden que se origina junto al seno superadyacente y se dirige basípetamente. No hay venas accesorias. El diente secundario, siempre presente, es de tipo A-1 (convexo/convexo) con una vena principal central, que es una secundaria externa de la secundaria superadyacente. Presenta cortas venas accesorias de cuarto orden que forman arcos incompletos, o que se continúan hasta el seno superadyacente, al que refuerzan. Puede haber un diente secundario adicional, pequeño, atendido por una vena

de cuarto orden, que se origina en las venas terciarias del espacio intercostal. En la base de la lámina, por debajo del par de venas secundarias basales, hay varios dientes similares a los secundarios descriptos.

Los senos redondeados, ubicados hacia la base de cada diente principal tienen refuerzo fimbrial. Algunas venas de cuarto orden se separan de la fimbrial con ramificación [illegible] con la vena secundaria (superadyacente) [illegible] secundaria (subadyacente) (Lám. III, fig. [illegible]).

Pecíolo corto, de ancho moderado (menos del doble del ancho de la vena media).

Venación pinnada, crospedódroma simple. Vena primaria derecha, moderada (1,7 %).

Venas secundarias en 13-14 pares, emergiendo a 60° en la base, hasta 45-50° en el ápice; las basales algo decurrentes. Grosor relativo 2:1, recorrido derecho, curvado apicalmente al entrar al diente; cada una con una secundaria externa, salvo el par basal, que puede tener tres o cuatro. Venas terciarias emergiendo en ángulo recto, de grosor relativo 2:1, de modelo percurrente bifurcado y disposición cerrada (< 1 mm), predominantemente opuesta.

Venas de cuarto y quinto orden reticuladas ortogonales, de difícil diferenciación, grosor relativo 1,5:1. Aréolas de desarrollo imperfecto, forma irregular, disposición al azar y tamaño mediano a pequeño (0,3 mm); con venillas una o dos veces divididas.

Orden de venación más alto: quinto. Venación última marginal: ojalada abierta.

Los ejemplares de *N. procera* (= *N. nervosa*) examinados son en general de mayor tamaño, lo que explica varios cambios correlacionados en su arquitectura: pueden aparecer pequeñas venas accesorias en el diente principal, más de una secundaria externa en la parte media de la hoja, y aréolas de mayor tamaño. La única diferencia notable es una mayor proporción de venas terciarias percurrentes alternas. Estas diferencias, sin embargo, no permiten separarlas como especies distintas.

Nothofagus antarctica (Lám. II, figs. 1-2).

Hoja simple, simétrica, ovada ancha, ápice agudo u obtuso, base cordada, asimétrica. El lado más bajo de la base asimétrica es más decurrente, y la vena secundaria basal de ese lado entra decurrentemente al pecíolo, atravesando buena parte de él sin unirse a la vena media. Largo 1,8 a 4,5 cm, ancho 1,3 a 2,5 cm. Consistencia cartacea.

Margen dentado, de dientes compuestos, irregulares, separados por senos agudos, uno por secundaria. Los dientes compuestos se hallan separados por senos profundos, que dan a cada diente el aspecto de pequeños lóbulos. Cada diente compuesto presenta dos dien-

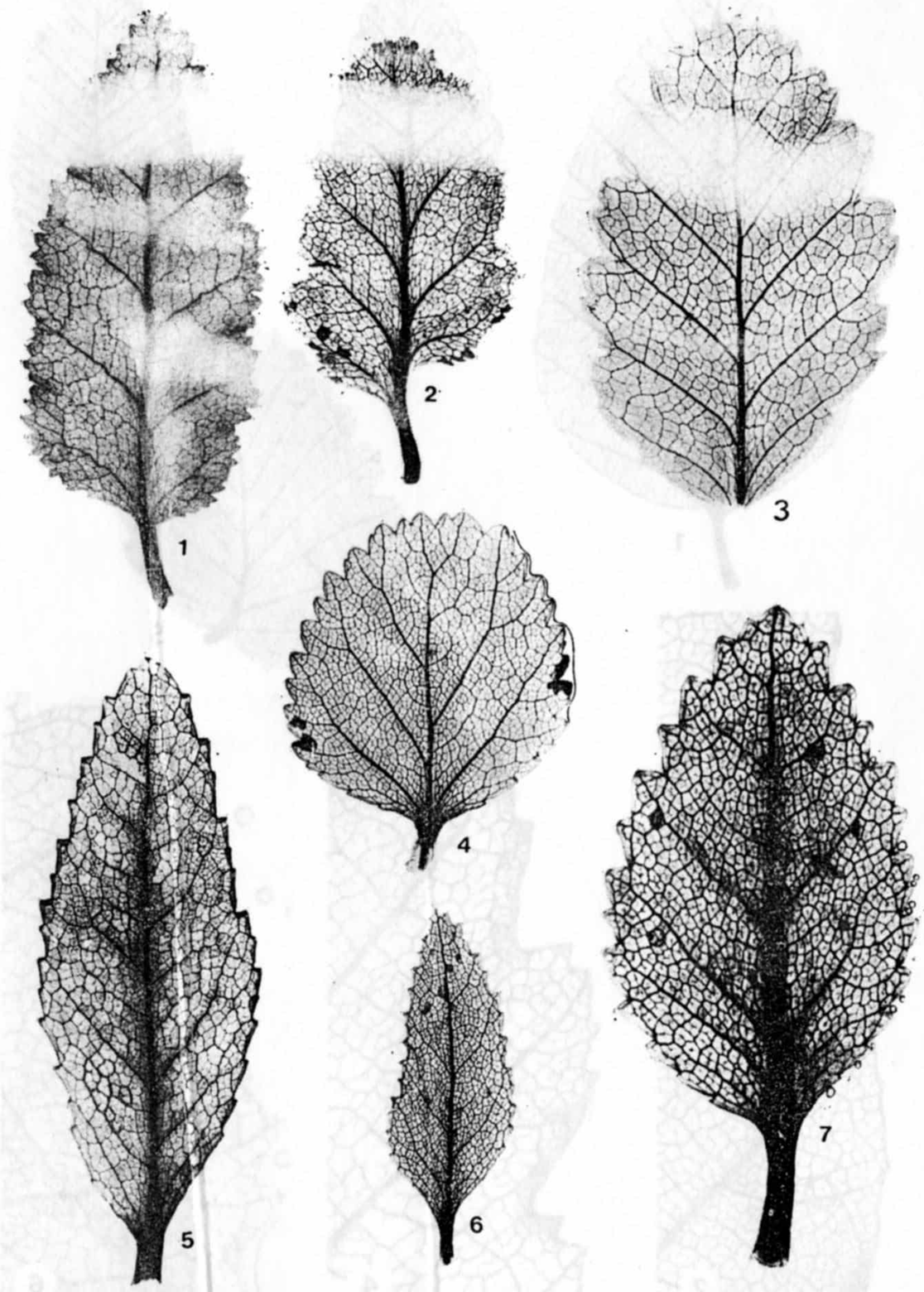

LÁMINA 2.

tes principales separados por un seno, menos profundo, y varios dientes secundarios (Lám. II, fig. 2). Dientes principales obtusos, tipo A-1 (convexo/convexo) con una vena principal central que es culminación de una vena secundaria en un caso, y de una vena secundaria externa en el otro, y con venas accesorias de tercer orden que conectan los senos con la vena principal, otras de cuarto orden que forman arcos incompletos dentro del diente. Dientes secundarios algo más pequeños pero similares a los principales, salvo que la vena principal central es de tercer orden, y se origina exmedialmente de la secundaria o secundaria externa. Todos los senos son agudos, reforzados convergentemente por venas de tercer orden que conectan con las venas principales de los dientes adyacentes y, admedialmente, con la secundaria, secundaria externa, u otras venas de tercer orden. La base de la hoja presenta varios dientes similares a los secundarios, que son atendidos por venas externas de la vena secundaria basal.

Pecíolo corto, hasta 5 mm, y del doble del ancho de la vena media.

Venación pinnada, craspedódroma simple. Vena primaria recta, moderada hasta débil.

Cuatro a cinco pares de venas secundarias, emergiendo con ángulo de 70 ° en la base y 50° hacia el ápice, derechas en la dirección de uno de los senos profundos y curvándose en sus proximidades para terminar en el diente principal del diente compuesto superadyacente. Poco antes de la curvatura emerge una secundaria externa con ángulo de 60° a 90°, que va a terminar en el diente principal del diente compuesto subadyacente. Tanto de la secundaria como de la secundaria externa emergen venas de tercer orden, que atienden a los dientes secundarios. Grosor relativo: 2:1. Venas terciarias emergiendo en ángulo recto, a veces agudo hasta 60°, y formando un retículo ortogonal. Grosor relativo: 2:1. Venas de cuarto orden formando un retículo ortogonal, y de grosor relativo 1,7:1. Venas de quinto orden emergiendo a 90°, pero con frecuentes recorridos curvos, cerrando aréolas bien desarrolladas, orientadas al azar, de forma cuadrangular a poligonal, pequeñas (0,25 mm) con vénulas ramificadas dos o tres veces. Orden de venación más alto: quinto. Venación marginal abierta, formando ojales incompletos.

Algunas hojas pueden ser más alargadas que lo descripto anteriormente; en ese caso, no hay variación del número de venas secundarias, pero pueden aparecer intersecundarias que se prolongan hasta la mitad del espacio intercostal. En otros casos, los dientes compuestos pueden estar mucho menos marcados; entonces suele haber varias secundarias externas, que atienden a varios dientes secundarios (Lám. II, fig. 1).

Nothofagus betuloides (Lám. II, fig. 7, Lám. III, fig. 3).

Hoja simétrica, simple, ovada. Apice agudo, base aguda y simétrica. Largo 1,5 a 3,5 cm, ancho 1 a 2 cm; consistencia coriácea.

Margen serrado, de dientes simples o, raramente, compuestos, regularmente espaciados con senos agudos. Cutícula fuertemente reforzada en el margen. Dientes A-1 (convexo/convexo) con una vena principal, central, que es continuación directa de una secundaria o secundaria externa, con venas accesorias formando arcos, de tercero y cuarto orden, último arco incompleto. Dientes secundarios de los dientes compuestos atendidos por venas terciarias, en general deflectadas de los senos superadyacentes. Senos reforzados convergentemente por venas de segundo y tercer orden que conectan con las secundarias y la venación intercostal. Número de dientes en la secundaria media: 2-3.

Pecíolo ancho (1,2 mm, 3 veces la vena media). Con glándulas laminares, más densas hacia la base y con dos basilaminares no siempre presentes.

Venación pinnada craspedódroma simple, a veces craspedódroma mixta. Vena primaria derecha o ligeramente curva, fuerte.

Venas secundarias en número de cuatro o cinco pares, emergiendo con ángulo de 45° en la base y de hasta 60° hacia el ápice, grosor relativo moderado (2:1), de recorrido derecho o ligeramente sinuoso, con una o dos secundarias externas; con venas intersecundarias simples, que ocupan 1/3 del área intercostal. En la base aparecen un par de venas de recorrido y grosor similar a una intersecundaria, que se unen a la vena media en el pecíolo, y que atienden los 2 o 3 dientes basales de cada lado, luego de deflectarse en los senos superadyacentes.

Normalmente la vena secundaria entra directamente al diente, pero en algunos casos se bifurca antes de entrar, yendo una rama al seno superadyacente, al que refuerza y desde donde continúa, en un recorrido sinuoso, hasta conectar con la secundaria superadyacente, o su secundaria externa. De tal manera, completa un arco de venación semicraspedódroma. Cuando ocurre, esto se da en dos o tres secundarias de un mismo lado de la hoja. En otros casos, en las secundarias basales y sus ramas, la vena va rectamente a un seno, que refuerza, y luego se divide: la rama basal se deflecta entrando excéntricamente al diente inferior, y la rama apical se integra al sistema de venas accesorias del diente superior.

Venas terciarias relativamente gruesas en relación a las de segundo y cuarto orden (1,3:1) emergiendo en ángulo recto o ligeramente agudo, y con disposición reticulada ortogonal. Venas de cuarto y quinto orden relativamente gruesas (1,2:1) reticuladas ortogonales. Aréolas poligonales o pentagonales, bien desarrolladas, orientadas en

bloques, pequeñas (0,2-0,3 mm) con vénulas simples o ramificadas una o dos veces.

Ultimo orden de venación: quinto. Venación marginal ojalada abierta.

Nothofagus dombeyi (Lám. II, figs. 5-6).

Hoja asimétrica, a ligeramente asimétrica, ovada a ovada angosta. Apice agudo, base aguda asimétrica. Largo 2 a 2,5 cm, ancho 0,7 a 1,5 cm; consistencia coriácea.

Margen serrado, con dientes simples, raramente compuestos, de tipo A-1 o A-2 (convexo/convexo o recto/convexo), separados por senos agudos, a veces irregularmente espaciados, tres o cuatro en la secundaria media. La vena principal es una secundaria, o secundaria externa, que entra directa y centralmente, y tiene varias venas auxiliares de menor orden formando arcos, de los que el último es incompleto. En los dientes de segundo orden, la vena principal es una terciaria deflectada desde el seno superadyacente. Los senos se hallan reforzados convergentemente por venas secundarias, terciarias y cuartarias.

Pecíolo grueso (dos veces la vena media). Venación pinnada, craspedódroma simple o a veces craspedódroma mixta. Vena primaria derecha o muy suavemente curvada, fuerte (2,5 %).

Venas secundarias en número de cinco pares, emergiendo con ángulo de 45°, que aumenta hacia el ápice hasta 60°; las basales pueden ser algo decurrentes. Grosor relativo moderado en relación a la primaria (2,5:1), recorrido ligeramente curvo. En algunas ocasiones no llega al diente sino que describiendo un arco sinuoso se une a la secundaria superadyacente, o a una rama externa de ésta (Lám. II, fig. 5). Hay una, a veces dos secundarias externas que atienden a los dientes o refuerzan los senos. Intersecundarias simples, a veces prolongadas hasta un 60 % del área intercostal. En la base aparecen dos venas de recorrido semejante al de una secundaria, con grosor similar al de una terciaria o una intersecundaria, que atraviesan el pecíolo sin unirse a la vena media (Lám. II, fig. 5).

Venas de tercer orden de grosor moderado respecto a las secundarias (2:1), emergiendo en ángulo recto, con modelo reticulado ortogonal. Venas de cuarto orden gruesas en relación a las de tercero (1,5:1), reticuladas ortogonales. Venas de quinto orden gruesas en relación a las de cuarto (1,3:1), reticuladas ortogonales, delimitando aréolas pequeñas, poligonales, bien desarrolladas, orientadas en bloque, con vénulas simples o ramificadas una o dos veces. Venación marginal: ojalada abierta. Ultimo orden de venación: quinto.

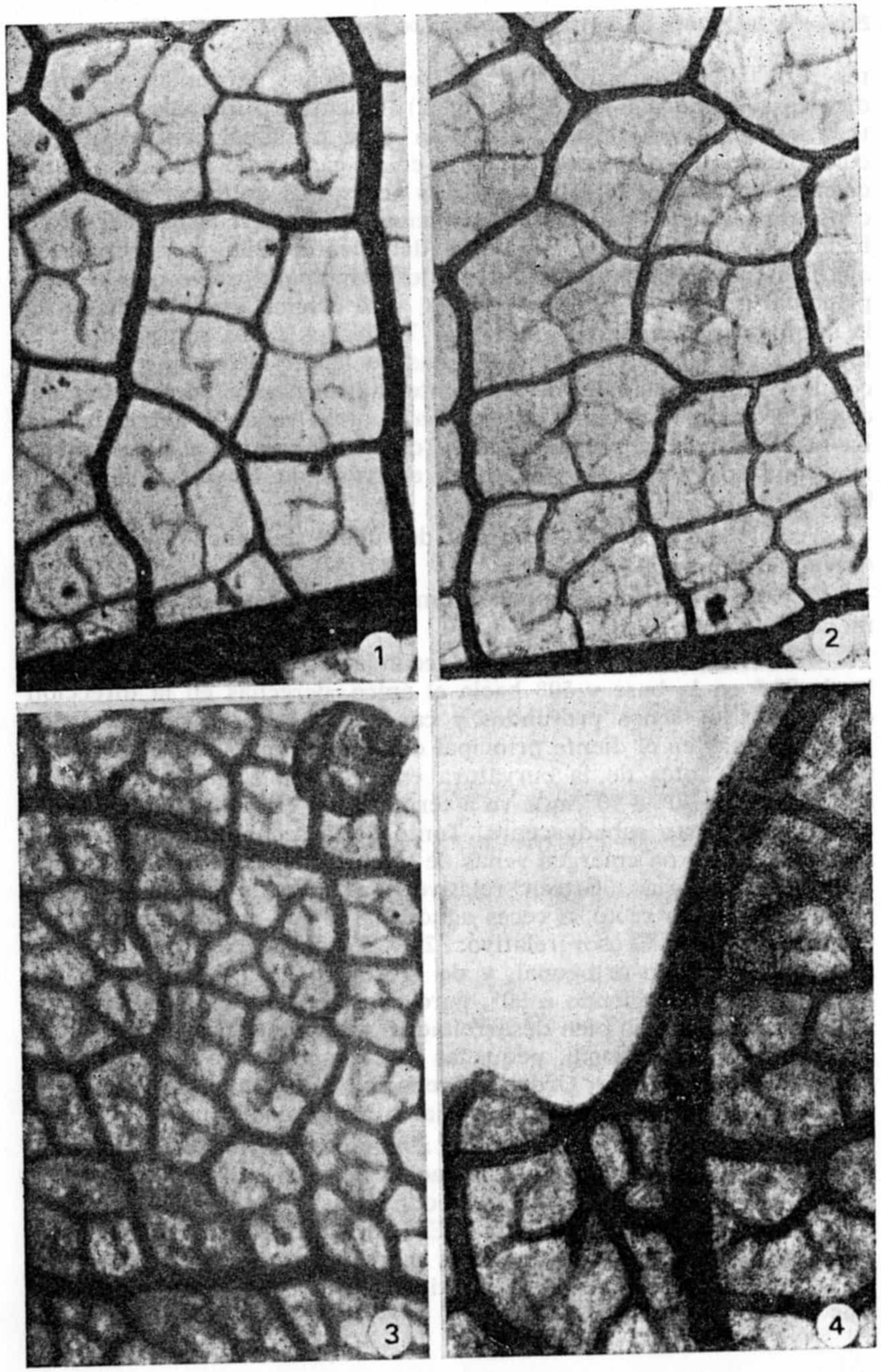

LÁMINA 3.

Nothofagus glauca (Lám. I, figs. 5-6).

Hoja simple, asimétrica, ovada ancha a muy ancha, de ápice agudo y base cordada o lobada. Largo 4,5 a 7 cm, ancho 3,5 a 5 cm, consistencia cartacea.

Margen dentado, de dientes obtusos, A-1 (convexo/convexo), regulares, compuestos, separados por senos redondeados. Diente principal grande, asistido por una vena principal central o muy ligeramente excéntrica hacia el lado basal, que es continuación de una vena secundaria, con venas accesorias que continúan dentro del diente la venación del espacio intercostal, y culminan junto al margen formando arcos (ojales) de tercer y cuarto orden. En la parte central de la hoja suele haber dientes secundarios, asistidos por venas secundarias externas, y con venas auxiliares similares a las descriptas. Más raramente aparecen otros dientes secundarios "apicales" (Lám. I, fig. 6) que se ubican entre el diente principal y el seno superadyacente, y son atendidos por una vena terciaria que emerge de la red terciaria intercostal. En los senos se hallan arcos de tercer o cuarto orden, que acompañan el margen foliar y lo refuerzan fimbrialmente.

Pecíolo normal, ocupado totalmente por la vena media. Venación pinnada, craspedódroma simple.

Vena media moderada (1,5 %) pronunciadamente curva en el tercio basal, luego casi derecha, pero con un ligero zig-zag en conexión con la emergencia de las venas secundarias.

Venas secundarias en número de 8-9 pares, emergiendo con un ángulo de 40-50°, algo menor hacia el ápice. La curvatura de la parte basal de la vena media hace que hacia uno de los lados el ángulo parezca considerablemente mayor, llegando casi a 90° con respecto al eje general de la hoja. Venas secundarias recurvadas, a veces, curvándose ligeramente al entrar al diente. Las basales son decurrentes; las medianas con una, a veces dos secundarias externas. Grosor relativo 2,3:1.

Venas terciarias emergiendo con ángulo recto o ligeramente agudo (relación A/A), percurrentes convexas, a veces algo bifurcadas, de disposición predominantemente opuesta, cerrada (0,1 cm); forman ángulo de 150°, que disminuye apicalmente con respecto a la vena media. Grosor relativo: 2,5:1.

Venas de cuarto y quinto orden reticuladas ortogonales, encerrando aréolas pequeñas (0,4 mm), irregulares, imperfectas, con vénulas simples a una o dos veces divididas. Hay en el cuarto orden una tendencia a la ramificación admedial.

Venación marginal ojalada abierta. Ultimo orden de venación: quinto.

Nothofagus nitida (Lám. II, fig. 4).

Hoja simétrica, ovada angosta a ovada muy ancha, ápice agudo, a veces redondeado en las formas juveniles, de base aguda hasta truncada, simétrica. Largo 2 a 3,5 cm, ancho 1,5 a 2,5 cm, consistencia coriácea.

Margen reforzado por un engrosamiento de la cutícula, serrado, con dientes B-2 o A-1 (derecho/derecho o convexo/convexo), simples o a veces compuestos, irregulares, con senos agudos de distintos tamaños. Dientes con vena principal central, que es directamente una secundaria o secundaria externa. Venas accesorias de tercer o cuarto orden formando arcos (ojales) de los que el último permanece abierto. Dientes secundarios escasos, atendidos por venas de tercer o cuarto orden, deflectadas desde el seno superadyacente. Todos los senos reforzados convergentemente por venas de tercer orden, que los conectan con las venas secundarias, las secundarias externas o la red de venas terciarias del espacio intercostal. Los senos superadyacentes a los dientes atendidos por venas secundarias son de mayor profundidad que los otros, lo que determina la serratura irregular del margen. Número de dientes por secundaria media: 2-3.

Tipo de venación craspedódroma simple; vena primaria recta, moderada.

Venas secundarias en número de tres o cuatro pares, de grosor relativo moderado (2:1) emergiendo con ángulo de 45° en la base hasta unos 60° en el ápice; de recorrido uniformemente recto, con una o dos secundarias externas, que puedan aumentar a tres, cuatro o cinco en la secundaria basal. Con intersecundarias compuestas, ocupando hasta 1/4 del área intercostal. Hay uno o dos pares de venas basales, de recorrido similar a una secundaria pero del grosor de una terciaria o una intersecundaria, que atraviesan el pecíolo sin unirse a la vena primaria. Estas venas culminan en el seno de los dientes basales, de donde se deflectan para atender el diente. En ocasiones, el par de secundarias basales tampoco se une a la vena primaria antes de entrar al pecíolo.

Venas terciarias emergiendo en ángulo recto a agudo, reticuladas ortogonales, de grosor relativo moderado (2:1). Venas de cuarto y quinto orden reticuladas ortogonales, relativamente gruesas (1,5:1 y 1,3:1). Aréolas pequeñas (0,3 mm), tetragonales o poligonales, bien desarrolladas, en parte orientadas en bloque, con vénulas simples a divididas una vez, raramente dos.

Venación marginal incompleta, último orden de venación: quinto.

Nothofagus obliqua (Lám. I, figs. 3-4).

Hoja simple, ligeramente asimétrica, ovada a ovada angosta, de ápice agudo y base redondeada, asimétrica. Largo 2,5 cm a 6 cm, ancho 1,5 a 3 cm, consistencia cartácea.

Margen serrado, con dientes tipo A-1 (convexo/convexo) regulares, compuestos, separados por senos redondeados. Los de primer orden con una vena principal algo excéntrica, más cercana al lado basal del diente, y que es continuación directa de la vena secundaria. Con venas accesorias de tercer o cuarto orden, ojaladas, de ojal incompleto. Generalmente con uno, a veces dos dientes secundarios, atendidos por una o dos secundarias externas, excéntricas y con accesorias que forman ojales incompletos. Suele haber también otros dientes secundarios, ubicados entre el principal y el seno superadyacente, y que son atendidos por venas terciarias que emergen de la red terciaria del espacio intercostal, en estrecha relación con la vena secundaria (Lám. I, fig. 4). En los senos se hallan venas de tercer y cuarto orden, que forman arcos junto al margen foliar y lo refuerzan fimbrialmente.

Pecíolo grueso (dos veces la vena media). Venación pinnada, craspedódroma simple. Vena primaria ligeramente curva, moderada a fuerte (1,8-2,7 %).

Venas secundarias en 8-9 pares, emergiendo a 40-45°, constante en toda la hoja pero de inserción decurrente hacia la base, ligeramente recurvadas, pero curvándose un poco en las proximidades del margen, al entrar en el diente. Con una, a veces dos secundarias externas; sólo una de las dos secundarias basales con secundarias externas. Grosor relativo 2,5:1.

Venas terciarias originadas en ángulo recto, percurrentes bifurcadas, en disposición predominantemente alterna, formando con la vena media un ángulo de 140°, constante. Grosor relativo: 3:1.

Venas de cuarto orden reticuladas ortogonales, con tendencia a la ramificación admedial, notable por ejemplo en el área entre la vena secundaria y la secundaria externa. Venas de quinto orden reticuladas ortogonales, cerrando aréolas poligonales, imperfectas, dispuestas al azar, de forma irregular, con vénulas simples, o divididas una o dos veces.

Venación última marginal: ojalada abierta. Ultimo orden de venación: quinto.

Nothofagus pumilio (Lám. II, fig. 3, Lám. III, fig. 2).

Hoja simple, simétrica, ovada, ápice redondeado, base obtusa, ambos simétricos. Largo 1,5 a 3 cm, ancho 1 a 1,7 cm, consistencia cartácea.

Margen dentado, con dientes obtusos, típicamente dos por cada vena secundaria, senos agudos. Dientes simples, con una vena principal excéntrica, que es continuación de una vena secundaria, o de una secundaria externa. Venas accesorias de tercer o cuarto orden que conectan a la principal con los senos adyacentes, o admedialmente con el retículo intercostal, o que forman arcos marginales. Senos reforzados convergentemente por venas de tercer o cuarto orden que conectan con las venas principales o el retículo intercostal. En la base de la hoja puede haber tres o cuatro dientes, atendidos por secundarias externas del par de venas secundarias basales.

Pecíolo corto (0,5 mm) pero del doble del ancho de la vena media. Venación pinnada, craspedódroma simple. Vena primaria recta, débil.

Cinco a seis pares de venas secundarias, emergiendo con ángulo de 60° las basales y de 50° las apicales; las primeras algo decurrentes. Tienen recorrido recto en dirección a un seno y hasta muy cerca del margen, punto en el que se curvan y atraviesan excéntricamente el diente superadyacente, terminando junto a su ápice. Poco antes del punto de curvatura mencionado, emerge una secundaria externa, que con recorrido recto atraviesa excéntricamente al diente subadyacente, terminado junto a su ápice. Como se mencionó más arriba, el par de secundarias basales puede tener más de una secundaria externa. En algunas ocasiones, a la altura del punto de curvatura de la vena secundaria, puede emerger una secundaria externa pequeña y recta, que sigue hasta el seno, donde se inserta en un pequeño diente adicional a los normales. Tamaño relativo: 2:1. No hay intersecundarias.

Venas terciarias originadas en ángulo recto, reticulado ortogonal, de grosor relativo 2:1. Venas de cuarto y quinto orden reticuladas ortogonales de grosor 2:1. Aréolas bien desarrolladas, poligonales, medianas (0,5 mm) con vénulas ramificadas dos o tres veces.

Orden de venación más alto: quinto. Venación última marginal ojalada abierta.

DISCUSION

El análisis de las descripciones precedentes permite detectar varios caracteres comunes a todas las especies sudamericanas. Todas presentan un plan pinnado, craspedódromo simple, con ápice agudo y base variable, secundarias curvas en mayor o menor grado, y por lo menos una secundaria externa. Las terciarias van desde reticuladas ortogonales hasta percurrentes opuestas. La venación de alto orden llega siempre hasta el quinto y culmina en el margen en un sistema ojalado abierto. Las aréolas son siempre pequeñas y con venillas divididas desde una a cinco veces.

Varios caracteres fácilmente observables permiten diferenciar tres grupos de especies: caducifolias de hoja grande (*N. glauca*, *N.*

obliqua, *N. alessandri* y *N. alpina*), caducifolias de hojas pequeñas (*N. antarctica* y *N. pumilio*), y perennifolias (*N. nitida*, *N. betuloides* y *N. dombeyi*). Las primeras comprenden cuatro especies de la región central de Chile y Argentina. Presentan gran número de venas secundarias y venación de alto rango (*sensu* Hickey 1971). En *N. obliqua* y *N. glauca* la secundaria entra rectamente en el diente. En *N. alpina* y *N. alessandri* sufre una curvatura. Además, en las primeras suele aparecer un diente secundario hacia el ápice del diente principal. Las cuatro especies pueden distinguirse también por la posición del seno con respecto al diente principal. Todas las caducifolias tienen terciarias y cuaternarias más delgadas, pero en *N. alessandri* se observa que las secundarias son también relativamente delgadas.

El grupo de las caducifolias de hoja pequeña comprende a *N. pumilio* y *N. antarctica*. La primera es fácilmente reconocible en el campo por sus venas secundarias yendo rectamente a uno de cada dos senos. Esa vena, sin embargo, se curva al llegar al seno y atiende al diente apical. En *N. antarctica* las secundarias se curvan notablemente y la venación terciaria es reticulada y de menor rango que en las especies precedentes. Las secundarias basales presentan un alto número de secundarias externas, y pueden existir intersecundarias.

Por último, las perennifolias difieren de las anteriores por su textura coriácea, una tendencia a la decurrencia en el par de secundarias basales, venas de alto orden gruesas y aréolas más pequeñas. En *N. nitida* puede haber un alto número de secundarias externas en las secundarias basales, y la primaria puede ramificarse hacia el ápice. En *N. betuloides* y *N. dombeyi* llaman la atención la tendencia a formar una o más secundarias semicraspedódromas, y la fuerte vena primaria.

El conjunto de los caracteres permite una fácil determinación de acuerdo a la clave que se da más adelante.

McQueen (1976, 1977) y Weinberger (1977) han estudiado la autoecología de casi todas estas especies, con resultados que pueden correlacionarse con algunos rasgos morfológicos. Así, todas las especies de clima oceánico tienen dientes simples o predominantemente simples, y las de clima continental los tienen compuestos. Las primeras comprenden a *N. pumilio* y a las tres especies perennifolias. *N. pumilio* es la especie de menor tolerancia a condiciones extremas de entre todas las sudamericanas, y es la única de ápice redondeado y que, siendo caducifolia y de hoja papirácea, se halla en clima oceánico. *N. betuloides* y *N. dombeyi* tienen tolerancias climáticas amplias, y mayores que las de *N. nitida* (Weinberger 1977, pág. 264). Correspondientemente, tienen una morfología similar, y difieren de *N. nitida* en el número de secundarias externas basales y el tamaño de los senos. *N. dombeyi* tiende a un clima menos costero

que *N. betuloides*, en correspondencia con mayor número de dientes en la secundaria media.

Las especies de clima continental comprenden a *N. antarctica* y las caducifolias de hoja grande. *N. obliqua* y *N. glauca* son termófilas y heliófilas. Viven en las tierras bajas y resisten bien las sequías de verano y grandes amplitudes térmicas diarias. Estas especies poseen marcada asimetría, base cordada o redondeada, senos principales equidistantes de los secundarios y 8-9 pares de secundarias. *N. alessandri* habita en los sectores más áridos de la distribución de las dos especies mencionadas, y presenta glándulas, y dientes y senos más pequeños. *N. alpina* no es heliófila y tiene forma simétrica y base redondeada. Por último. *N. antarctica* comparte varias exigencias con el primer par de especies: variaciones diarias de la temperatura, resistencia a las sequías de verano y heliofilia. Similarmente, comparte algunos rasgos morfológicos: asimetría, base cordada o redondeada y senos principales equidistantes de las secundarias. McQueen (1976) indica que *N. antarctica* crece en la Patagonia austral en cuatro sitios: 1. regiones semiáridas; 2. suelos hidromórficos; 3. arbustal subalpino; 4. cuencas de inversión de temperatura. Estos distintos ambientes pueden ser responsables de las variaciones que se han hallado en la arquitectura foliar, tal como se describió en la sección correspondiente. *N. antarctica* es la especie que mayor variación intraespecífica ha mostrado, y su pertenencia a distintos ecotipos merecería ser estudiada.

CLAVE PARA LAS ESPECIES SUDAMERICANAS DE NOTHOFAGUS BASADA EN LA ARQUITECTURA FOLIAR

Las claves de las especies de *Nothofagus* han llevado frecuentemente caracteres foliares. El carácter de la prefoliación plicada y hojas caducas versus prefoliación plegada y hojas perennes fue usado ya por De Candolle (1864) y sirve para separar las dos secciones del género. Reiche (1897, 1941) utilizó tamaño y forma de la lámina, pero con límites imprecisos, que requerían el complemento de caracteres florales. Lo mismo ocurre con la clave de Mc Closkie (1903), que en los caracteres foliares es prácticamente una repetición de la anterior. La de Dieckmann (1946) es puramente histológica, pero en las descripciones y discusión se mencionan varios caracteres foliares. La clave de Dimitri y Milano (1950) menciona también los caracteres de tamaño y forma de la lámina, y el del margen dentado para el caso característico de *N. pumilio*. Esta clave se complementa también con caracteres florales, y además cubre solamente las especies argentinas cultivadas (*N. procera*, *N. pumilio*, *N. obliqua*, *N. antarctica* y *N. dombeyi*).

Por último, el trabajo de van Steenis (1953) se ocupa *in extenso* de la hoja, reproduce esquemas del margen de varias especies, y

señala su importancia para los estudios paleobotánicos. En la clave para especies de América del Sur, Australia y Nueva Zelandia, utiliza numerosos caracteres foliares, como tipo de margen, número de venas secundarias, tamaño y forma de la lámina, presencia de pelos, consistencia y color. Para las especies de Nueva Guinea da una clave basada en caracteres vegetativos utilizando casi exclusivamente los caracteres ya mencionados.

En este trabajo, la clave para las especies de América del Sur se basa exclusivamente en la arquitectura foliar, complementando la de van Steenis. Se pretende así posibilitar estudios paleobotánicos detallados, y facilitar la determinación de material actual estéril.

A. 4-5, Raramente 6 pares de venas secundarias. Venas terciarias reticuladas ortogonales. Senos agudos, de refuerzo convergente Dientes simples o compuestos.
  B. Venas de 4º y 5º orden gruesas. Vénulas simples o divididas 1 o 2 veces.
    C. Secundarias basales con 3 o más secundarias externas. En general ovada amplia, con un seno de tamaño mayor por cada vena secundaria.

N. nitida

    C'. Secundarias basales con 1 o 2 secundarias externas. En general ovada, con los senos de tamaño similar.
    D. En general con glándulas laminares,* especialmente dos basilaminares, y 2-3 dientes por secundaria media.

N. betuloides

    D'. En general sin glándulas * y 3-4 dientes por secundaria media.

N. dombeyi

  B'. Venas de 4º y 5º orden delgadas. Vénulas ramificadas 3-4 veces.
    C. Dos dientes simples obtusos por cada vena secundaria. Vena principal de los dientes excéntrica.

N. pumilio

    C'. Un diente compuesto por cada secundaria. Vena principal del diente principal, central.

N. antarctica

A'. Más de 8 pares de venas secundarias. Venas terciarias percurrentes. Senos redondeados, de refuerzo fimbrial. Dientes compuestos.

* Este carácter está siendo revisado por la Dra. A. M. Ragonese quien no encuentra diferencias significativas.

B. Seno principal que separa dos dientes compuestos, equidistante de las dos venas secundarias adyacentes. 8-9 venas secundarias.
  C. Base cordada. Vena primaria muy curva. Venas terciarias predominantemente opuestas.

N. glauca

  C'. Base redondeada. Vena primaria moderadamente curva. Venas terciarias predominantemente alternas.

N. obliqua

B'. Seno principal que separa dos dientes compuestos, no equidistante de las dos venas secundarias adyacentes. 10-15 venas secundarias.
  C'. Seno principal que separa dos dientes compuestos, ubicado inmediatamente por encima de cada vena secundaria. 10-12 venas secundarias.

N. alessandri

  C. Seno principal que separa dos dientes compuestos, ubicado inmediatamente por debajo de cada vena secundaria, y por encima de la secundaria externa de la misma. Reforzado por venas de ramificación admedial. 12-15 venas secundarias.

N. alpina

AGRADECIMIENTOS

El autor desea agradecer al Centro de Investigaciones de Recursos Geológicos (CIRGEO), en cuya Unidad de Investigación en Paleobotánica y Palinología se realizó el presente trabajo. También agradece al técnico Sr. A. González, que preparó el material con eficiencia y entusiasmo, a la Sra. N. Tavil, de la Secretaría de la Unidad, y a los señores Luis Millara y Angel Fusaro, del Laboratorio Fotográfico del IDNEU. El manuscrito fue mejorado con las sugerencias del Dr. L. J. Hickey, el Lic. J. C. Gamerro y la Dra. A. M. Ragonese, a quienes el autor agradece su lectura crítica.

BIBLIOGRAFIA

CANDOLLE, A. P. DE y otros, 1864. *Podromus systematis naturalis regni vegetabilis*, vol. 16, 2, Paris.

DIECKMANN DE KYBURG, J. G., 1916. Ensayo sobre la histología del género "Nothofagus" y sus relaciones con la distribución geográfica de las especies argentinas. *Actas Primera Reunión Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales*, 287-290.

DILCHER, D. L., 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.*, 40:1-157.

DIMITRI, M. J., 1972. *La Región de los Bosques Andino-patagónicos-Sinopsis.* Colección Científica del INTA, Tomo X, Buenos Aires.

DIZEO DE STRITTMATTER, C. G., 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 15(1):126-129.

DONOSO ZEGERS, C., 1972. Análisis taxonómico y de distribución de las especies caducifolias del género *Nothofagus* en la Zona Central de Chile. *Tesis inédita. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile.*

FOSTER, A. S., 1950. Morphology and leaf venation of the leaf in *Quiina acutangula* Ducker. *Am. J. Bot.*, 37:159-171.

HICKEY, L. J., 1971. Evolutionary significance of leaf architectural features in the woody dicots. *Am. J. Bot.*, 58:469 (Abstr.).

— 1974. Clasificación de la Arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 16(1-2):1-26.

MACCLOSKIE, G., 1903. Flora Patagónica *in* Scott, W. B. (Ed.). *Reports the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899*, 139-205.

MCQUEEN, D. R., 1976. The ecology of *Nothofagus* and Associated vegetation in South America. 1-*Tatuara*, 22(1):38-68.

— 1977. Id. 2. *Tatuara*, 22(3):233-244.

MUÑOZ PIZARRO, V., 1964. La justificación del nombre "Nothofagus alpina" para el raulí. *Bol. Univ. Chile*, 52:59-61. Santiago.

REICHE, K., 1897. Beiträge zur Kenntis der Chilennischen Buchen. *Verhandl. Deutsch. Wissenschaft. Vereins z. Santiago de Chile*, III:397-421.

— 1941. Contribuciones al conocimiento de las hayas chilenas. *Holmbergia*, 3(6):19-39.

VAN STEENIS, C. G. G. J., 1953. Results of the Archbold Expedition. Papuan *Nothofagus. Jour Arnold Arb.*, 34:301-374.

WEINBERGER, P., 1977. The regeneration of the Araucano-Patagonic *Nothofagus* species in relation to microclimatic conditions. *Tuatara*, 22(3):245-265. (Editado por D. R. McQueen.)